BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

zoologie

231

N° 324 SEPTEMBRE-OCTOBRE 1975

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1975

Abonnement général : France, 440 F ; Étranger, 484 F.

Zoologie : France, 340 F ; Étranger, 374 F.

Sciences de la Terre : France, 90 F ; Étranger, 99 F.

Botanique : France, 70 F ; Étranger, 77 F.

Écologie générale : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Sciences physico-chimiques : France, 20 F ; Étranger, 22 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, n° 324, septembre-octobre 1975, Zoologie 231

Un nouveau sous-genre (*Paa*) et trois nouvelles espèces du genre *Rana*. Remarques sur la phylogénie des Ranidés (Amphibiens, Anoures)

par Alain Dubois *

Résumé. — Le sous-genre nouveau *Paa* (espèce-type *Rana liebigii* Günther) regroupe 19 espèces de *Rana* de la région himalayenne. Il se distingue des autres sous-genres de *Rana* s. l. par diverses particularités morphologiques et écologiques, dont les plus notables sont les caractères sexuels secondaires mâles très importants et la grande taille des œufs.

Quelques mises au point sont effectuées sur la systématique des *Paa*, et les diagnoses de trois espèces nouvelles de *Paa* (*Rana minica*, *Rana arnoldi* et *Rana paraspinosa*) sont données.

D'un point de vue phylogénétique, les œufs de taille moyenne ou grande, en nombre moyen, et donnant naissance à des larves aquatiques, comme on en rencontre chez les *Paa*, doivent vraisemblablement être considérés comme primitifs. Deux types principaux de spécialisation sont possibles à partir de ce stade : soit un accroissement de la taille des œufs, avec diminution de leur nombre, menant au développement direct ou à l'ovoviviparité ; soit une diminution de la taille des œufs, avec augmentation de leur nombre, menant aux pontes aquatiques très abondantes du type *Rana* s. str. ou *Bufo*.

Deux sous-ensembles homogènes se dégagent de l'examen de la taille et du nombre des œufs dans l'ensemble du genre *Rana* s. l. et des genres voisins : l'un, qui comprend les « *Dicroglossus* » du groupe *grunniens*, les *Platymantis* s. l. et autres genres proches, se caractérise par des œufs en général moyens ou gros, en nombre assez réduit (avec développement direct chez certaines espèces), et par des nasaux larges, une ceinture scapulaire arcizone et un omosternum bifurqué à la base ; l'autre, composé de *Rana* s. str., d'*Hylarana* et des genres voisins, comprend des espèces à œufs petits et nombreux, pondus dans l'eau, à nasaux petits, à ceinture scapulaire laxizone et à omosternum simple. Il semble que ces deux sous-ensembles correspondent à deux voies évolutives différentes.

Enfin, l'attention est attirée sur la priorité d'*Euphlyctis* Fitzinger, 1843, sur *Dicroglossus* Günther, 1860.

Abstract. — A new subgenus (*Paa*) and three new species of the genus *Rana*. Remarks on the phylogeny of the Ranidae (Amphibia, Anura). — The new subgenus *Paa* (type-species *Rana liebigii* Günther) groups together 19 species of *Rana* which live in the himalayan region. It is distinguished from the other subgenera of *Rana* s. l. by several morphological and ecological characteristics, the most noteworthy of which are the very important male secondary sexual characters, and the large size of the eggs.

A few observations are made concerning the systematics of the *Paa*, and the diagnoses of three new species of *Paa* (*Rana minica*, *Rana arnoldi* and *Rana paraspinosa*) are given.

From a phylogenetic point of view, large or medium-sized eggs in small numbers and giving birth to aquatic larvae, such as are found in the *Paa*, must probably be considered as being pri-

* *Laboratoire de Zoologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris-Cédex 05.*

mitive. Two main types of specialization are possible from this point : either an increase in the size of the eggs, in connection with a decrease in their number, which leads to direct or ovoviviparous development ; or a decrease in the size of the eggs, in connection with an increase in their number, which leads to the very plentiful aquatic spawns of the *Rana* s. str. or of the *Bufo* type.

Two homogeneous sub-groups emerge from the study of the size and of the number of the eggs in the whole genus *Rana* s. l. and in the closely related genera : the first one, which includes the *grunniens* group of " *Dicroglossus* ", the *Platymantis* s. l. and other closely related genera, is characterized by large or medium-sized eggs in rather small numbers (with direct development in certain species) on one hand, and, on the other hand, by large nasals, an arcizone scapular girdle and an omosternum forked at its base ; the other sub-group, which includes *Rana* s. str., *Hylarana* and the allied genera, comprises species with many small eggs laid in water, and with small nasals, a laxizone scapular girdle and a simple omosternum. The two sub-groups apparently represent two different evolutionary trends.

Lastly attention is drawn to the priority of *Euphlyctis* Fitzinger, 1843, over *Dicroglossus* Günther, 1860.

Au sein du genre *Rana*, l'individualité du groupe d'espèces proches de *Rana liebigii* Günther a été soulignée pour la première fois par Annandale (1917), et reconnue ensuite par la plupart des auteurs ayant travaillé sur les *Rana* de l'Himalaya et des régions avoisinantes (Boulenger, 1918*b*, 1920 ; Liu, 1935, 1950 ; Bourret, 1942 ; Inger, 1970 ; Dubois, 1974*b*).

Ayant récolté, au cours de quatre séjours au Népal (1970-1973), plusieurs centaines d'exemplaires appartenant à huit espèces différentes de ce groupe, nous avons été amené à entreprendre une révision de l'ensemble de celui-ci. Les espèces de ce groupe très homogène dérivent très vraisemblablement d'un même stock, et ont en commun un certain nombre de particularités qui les séparent des *Rana* s. str. (sensu Deckert, 1938) et des sous-genres voisins « *Dicroglossus* » (sensu Deckert, 1938) et *Hylarana* (sensu Boulenger, 1918 *b*). C'est pourquoi nous proposons l'établissement pour ces espèces d'un nouveau sous-genre de *Rana* s. l. (sensu Boulenger, 1918 *b*), le sous-genre *Paa*, dont nous donnons ci-après la définition.

PAA sbgn. nov.

Espèce-type. — *Rana liebigii* Günther, 1860.

Définition

Ceinture scapulaire firmisterne laxizone, zone antécoracoïde du cartilage épicoracoïde modérément développée, omosternum non fourchu à la base, métasternum modérément allongé (fig. 1 et 2) ; nasaux importants ou très importants, en contact (ou légèrement séparés) l'un avec l'autre et avec les fronto-pariétaux (fig. 3 et 4) ; dents vomériennes présentes ; extrémités des doigts et des orteils en général modérément dilatées (mais dépourvues de sillon terminal), le squelette de la dernière phalange étant alors élargi à son extrémité en forme de T ; palmure des orteils large, atteignant la base des dilatations terminales

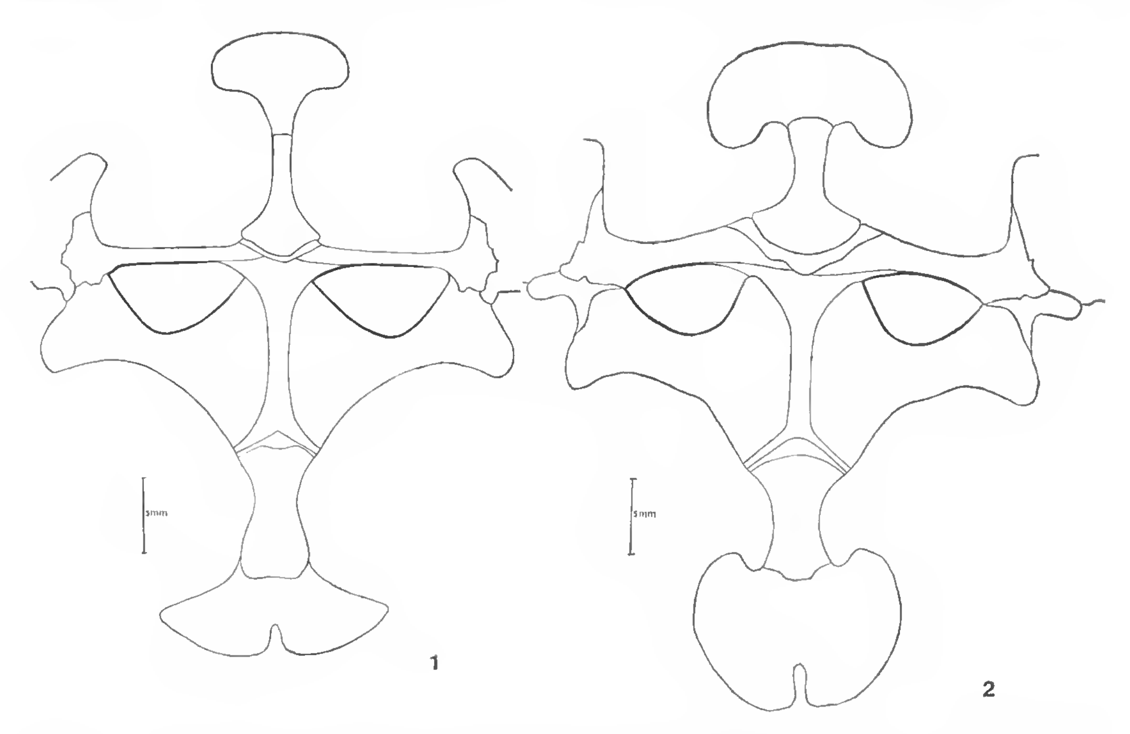


Fig. 1. — *Rana liebigii* Günther, LIE 010 (collection de l'auteur), mâle adulte, Sarmathang, Centre-Népal : ceinture scapulaire, complexe ventral, face ventrale.
Fig. 2. — *Rana spinosa* David, MNHN 1923.20, mâle adulte, Chiki. près de Sihsien, Anhwei, Chine : ceinture scapulaire, complexe ventral, face ventrale.

et plus ou moins incurvée entre celles-ci ; métatarsiens externes séparés jusqu'à leur base, ou presque ; esquisse de palmure à la base des doigts, atteignant parfois le premier tubercule sous-articulaire ; doigts II et III en général bordés d'une frange de palmure, du côté interne au moins ; langue large, modérément échancrée en arrière ; tympan indistinct, peu distinct ou, rarement, distinct ; iris en général doré, barré par deux zones foncées médianes, l'une dans le plan horizontal, l'autre dans le plan vertical, dessinant dans l'œil une « croix » (parfois peu nette) ; replis latéro-dorsaux rarement complets, parfois tout à fait absents, peau dorsale et latérale fréquemment couverte de pustules arrondies ou allongées, et souvent aussi de petites granulosités pourvues d'une extrémité cornée ; présence chez certaines espèces d'un vestige d'ocelle pinéal entre les paupières supérieures et en avant de celles-ci [1].

Lors de la période reproductive, le mâle présente des caractères sexuels secondaires caractéristiques : soit une zone de spinules cornées autour de l'anus (*Rana sikimensis*, sans doute aussi *R. delacouri*) ; soit (chez les autres espèces) des épines cornées noires au moins

1. Un tel vestige a déjà été signalé, au sein des Ranidés, chez des *Hylarana* (Perret, 1960). Nous l'avons retrouvé aussi chez des espèces appartenant aux sous-genres *Rana* s. str. et « *Dicroglossus* » (groupes *hexadactyla*, *tigerina*, *grunniens* et *kuhlii*).

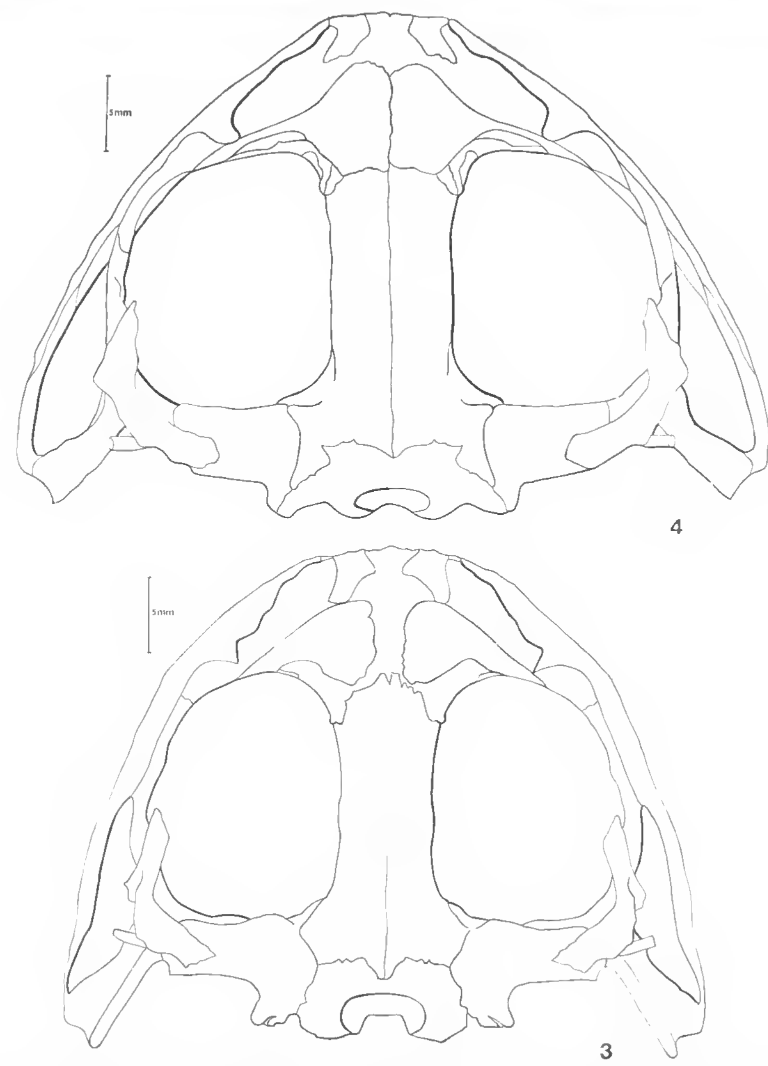


Fig. 3. — *Rana liebigii* Günther, LIE 010, mâle adulte : crâne, face dorsale.
Fig. 4. — *Rana spinosa* David, MNHN 1923.20, mâle adulte : crâne, face dorsale.

sur les deux premiers doigts de la main et le tubercule métacarpien qui est hypertrophié, et de plus, chez la plupart des espèces, sur la poitrine, parfois aussi sur les avant-bras et les bras, parfois aussi sur le ventre et la gorge ; chez les espèces ayant des épines sur la poitrine, l'avant-bras est très épaissi, et il existe une hypertrophie corrélative des crêtes de l'humérus, notamment la *crista medialis* (fig. 5 et 6). Sacs vocaux internes présents ou absents. Testicule de grande taille, allongé, granuleux, blanc brillant.

Les femelles matures portent un nombre assez faible (habituellement 70 à 200, rarement quelques centaines) d'ovocytes de grande taille, présentant généralement un pôle animal foncé et un pôle végétatif clair, parfois entièrement clairs.

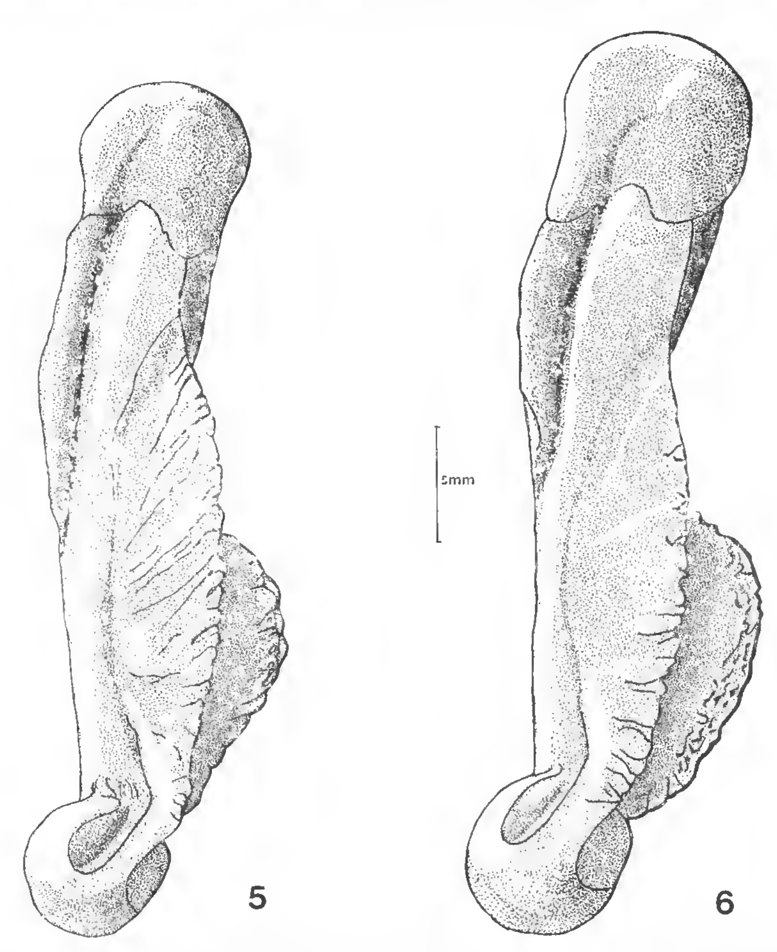


Fig. 5. — *Rana liebigii* Günther, LIE 010, mâle adulte : humérus gauche, face latérale interne.
Fig. 6. — *Rana spinosa* David, MNHN 1923.20, mâle adulte : humérus gauche, face latérale interne.

Têtard à bouche large, garnie de papilles sur les côtés, en arrière et à la commissure des lèvres, et portant 3 rangées de denticules cornés à la lèvre inférieure, 4 à 9 (habituellement 5 à 7) à la lèvre supérieure ; queue longue, muselée, à nageoire plus ou moins développée et ne se prolongeant en général pas sur le dos.

Paa est le nom sous lequel les Tamangs désignent, dans le Centre-Népal, *Rana liebigii* et les espèces proches.

Espèces incluses

Rana annandalii Boulenger ; *R. arnoldi* sp. nov. ; *R. blanfordii* Boulenger ; *R. boulengeri* Günther ; *R. delacouri* Angel ; *R. ercepeae* Dubois ; *R. fasciculispina* Inger ; *R. feae* Boulenger ; *R. liebigii* Günther ; *R. minica* sp. nov. ; *R. paraspinosa* sp. nov. ; *R. phrynoides*

Boulenger ; *R. polunini* Smith ; *R. rostandi* Dubois ; *R. sikimensis* Jerdon ; *R. spinosa* David ; *R. sternosignata* Murray ; ? *R. vicina* Stoliczka ; ? *R. yunnanensis* Anderson.

La liste ci-dessus comporte seulement 19 noms, dont 3 nouveaux, alors que la littérature en fournit 29 pour les espèces de cet ensemble. Nous estimons en effet qu'un bon nombre des espèces décrites entrent en synonymie. Nous fournirons ailleurs, dans un travail de révision du sous-genre *Paa* actuellement en cours, plus de détails sur ce point, mais nous indiquons dès maintenant les synonymies que nous avons été amené à établir : *Rana gammii* Anderson et *R. assamensis* Sclater (*fide* descriptions originales) sont synonymes de *R. sikimensis* Jerdon (Dubois, 1974 *b*) [1] ; *R. microlineata* Bourret est synonyme de *R. delacouri* Angel ; *R. tibetana* Boulenger est synonyme de *R. boulengeri* Günther ; *Megalophrys gigas* Blyth (non *Rana gigas* Spix) est synonyme de *R. liebigii* Günther ; *R. latrans* David, *R. duboisreymondi* Vogt, *R. courtoisi* Angel et *R. chekiensis* Angel et Guibé sont synonymes de *R. spinosa* David ; il en serait de même, selon Liu (1935), de *R. shini* Ahl, et selon Bourret (1942) — mais cela paraît bien peu vraisemblable — de *R. nantaiwuensis* Hsü. La série-type de *R. verrucospinosa* Bourret comprend des *R. boulengeri* et des *R. yunnanensis*. Le type et seul exemplaire connu de *R. vicina* Stoliczka, ZSI 9147 [2], est en très mauvais état de conservation, et il faudra attendre de nouvelles récoltes dans la localité-type pour se prononcer sur la validité de l'espèce.

Cinq espèces enfin, qui ont donné lieu à diverses confusions, retiendront plus longtemps notre attention : *R. blanfordii* Boulenger, *R. annandalii* Boulenger, *R. minica* sp. nov., *R. arnoldi* sp. nov. et *R. paraspinosa* sp. nov.

Rana (**Paa**) **blanfordii** Boulenger, 1882

Historique. — Cette espèce a été décrite à partir de deux exemplaires supposés, d'abord, provenir d'Arabie (Boulenger, 1882), ensuite du Darjeeling (Boulenger, 1905). Par la suite, d'autres spécimens récoltés dans l'Himalaya occidental furent rapportés à cette espèce (Annandale, 1909, 1917 ; Boulenger, 1920). En fait, ces derniers exemplaires appartenaient à une espèce distincte, pour laquelle nous proposons ci-dessous le nom de *Rana minica*. Nous avons retrouvé en 1973 la vraie *Rana blanfordii* dans l'Est-Népal, ce qui nous a permis de constater que, contrairement à l'opinion de Boulenger, le mâle reproducteur de cette espèce possède des caractères sexuels secondaires bien développés.

Types. — Lectotype (par présente désignation) : BMNH 1880.11.10.105, femelle adulte (longueur museau-anus : 48 mm). Paralectotype : BMNH 1880.11.10.106, femelle juvénile et non pas mâle, contrairement à l'affirmation de Boulenger (1882, 1920). Localité-type : « Darjeeling ? ».

1. Le nom *Rana sikimensis* Jerdon peut et doit être employé de préférence aux deux autres noms plus récents, du fait de la suppression dans le Code international de Nomenclature zoologique de la clause du *nomen oblitum* (voir les derniers Amendements au Code, *Bull. Zool. Nomencl.*, 1974, **31**, articles 23 et 79).

2. Abréviations utilisées : BMNH, British Museum (Natural History), London ; FMNH, Field Museum of Natural History, Chicago ; MCZ, Museum of Comparative Zoology, Harvard ; MNHN, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; ZSI, Zoological Survey of India, Calcutta.

DIAGNOSE. — Espèce de petite taille (mâles adultes de 36 à 40,5 mm ; femelles adultes de 41 à 48 mm) ; courtes esquisses antérieures de replis latéro-dorsaux, pustules arrondies et allongées sur les flancs et le dos, petites granulosités cornées présentes tout au plus sur les côtés de la tête, et rarement dans la région de l'anus, absentes sur le dos, les flancs et les membres ; palmure très incurvée entre les orteils (2 1/2 à 3 phalanges de l'orteil IV étant en général bordées par une frange de palmure) ; frange palmaire externe bordant l'orteil V depuis la dilatation terminale de celui-ci jusqu'au tubercule sous-articulaire proximal ; pas de pli tarsien ; extrémités des orteils légèrement dilatées ; articulation tibio-tarsale atteignant l'extrémité du museau ou au-delà chez les mâles et environ le niveau de la narine chez les femelles ; tympan indistinct ou distinct ; présence, en général, de taches vertes sur le dos et le dessus de la tête (en vie) ; iris rougeâtre, avec barres verticales peu nettes ; mâle reproducteur présentant des épines cornées noires, relativement grosses et peu nombreuses, sur le tubercule métacarpien, les trois premiers doigts et les deux côtés de la poitrine, mais pas sur la face interne de l'avant-bras qui est très épaissi.

RÉPARTITION CONNUE. — Est-Népal (à partir de la crête au nord de Dharan Bazar) et Darjeeling, de 2 500 à 3 000 m environ.

Rana (**Paa**) **annandalii** Boulenger, 1920

HISTORIQUE. — *Rana annandalii* a été décrite par BOULENGER (1920) à partir d'exemplaires provenant de trois localités différentes du Darjeeling (Sureil, Ghoom et Pashok). Ni à Londres ni à Calcutta nous n'avons trouvé trace de la femelle de Pashok ; en revanche, les autres exemplaires existent toujours. La série subsistante est hétérogène, les deux exemplaires de Sureil (ZSI 18573 et 18871) appartenant à *Rana blanfordii*, et les trois de Ghoom à une espèce distincte pour laquelle nous proposons de restreindre le nom *Rana annandalii*, et désignons ci-dessous un lectotype.

Il est vraisemblable de plus que les deux exemplaires auxquels ANNANDALE (1917) et BOULENGER (1920) appliquaient le nom *Rana gammiei* appartiennent à *Rana annandalii* ainsi définie. Nous n'avons trouvé trace, à Calcutta, que d'un seul de ces deux exemplaires, ZSI 9173, un mâle du Darjeeling qu'ANNANDALE (1917) avait désigné comme « type » de *Rana gammiei* ; l'autre exemplaire, ZSI 18265, une femelle de Pashok (Darjeeling), a semble-t-il disparu. Le « type » ZSI 9173 est en mauvais état de conservation (il a été desséché, et les pattes sont détériorées) et il est légèrement plus grand (longueur museau-anus : 54 mm) que le plus grand mâle connu sous le nom de *Rana annandalii* (le lectotype, qui mesure 51,5 mm), si bien qu'il n'est pas possible d'affirmer avec certitude qu'il appartient à cette dernière espèce. De toute manière, même si cela était le cas, le nom *Rana annandalii* devrait être conservé pour cette espèce, car la désignation du spécimen ZSI 9173 comme « lectotype » de *Rana gammii* par ANNANDALE (1917) est hautement sujette à caution. La description originale de *Rana gammii*, qui repose sur quatre exemplaires (ANDERSON, 1871 : 37), est très détaillée (signalant notamment la présence d'épines autour de l'anus d'un exemplaire), cependant il n'y est pas fait mention d'un caractère aussi frappant que la présence d'épines sur la poitrine, les bras et les mains, qui caractérise le mâle ZSI 9173. Il existe encore d'autres différences entre ce dernier spécimen et la description d'ANDERSON

(concernant notamment la taille, la palmure, le repli latéro-dorsal), et il paraît donc extrêmement probable que ce spécimen ne faisait pas partie de la série-type d'Anderson. Il serait très possible, en revanche, que cette série-type soit constituée par les quatre exemplaires ZSI 9664 à 9667, préservés à Calcutta sous le nom de *Rana vicina* et avec la mention : « No history ». Il s'agit de quatre adultes typiques de *Rana sikimensis*, dont l'un (ZSI 9667) se caractérise par un grand développement des papilles épineuses autour de l'anus. Cet exemplaire étant le seul des collections de Calcutta, qui comprennent entre autres les spécimens dont Annandale (1917) donne la liste, à présenter de telles épines, il est très vraisemblable que c'est sur lui que repose la description de ce caractère par Anderson (1871) ainsi que sa figuration par Annandale (1917).

Types. — Lectotype (par présente désignation) : BMNH 1947.2.1.93 (= 1920.3.22.2), mâle adulte (longueur museau-anus : 51,5 mm). Paralectotypes : ZSI 18929, femelle adulte ; ZSI 18931, juvénile. Localité-type : Senchal Waterworks, près de Ghoom, Darjeeling.

Diagnose. — Espèce de taille moyenne (mâles adultes de 32,5 à 51,5 mm ; femelles adultes de 41,5 à 50,5 mm) ; esquisses assez longues de replis latéro-dorsaux, couvrant souvent plus de la moitié de la longueur du dos ; pustules assez rares sur les flancs ; nombreuses granulosités cornées sur toutes les parties supérieures du corps (tête, dos, flancs, membres) ; palmure nettement incurvée entre les orteils (2 à 3 phalanges de l'orteil IV étant bordées par une frange de palmure) ; frange palmaire externe bordant l'orteil V depuis la dilatation terminale de celui-ci jusqu'au tubercule sous-articulaire proximal, prolongée sur tout le métatarsien par une série de petites granulosités cornées alignées ; pas de pli tarsien ; extrémités des orteils légèrement dilatées ; articulation tibio-tarsale atteignant, selon les individus, depuis la narine jusqu'au-delà du museau ; tympan indistinct ou distinct ; dos en général brun, marron, toujours dépourvu de taches vertes (en vie) ; iris doré foncé, avec barres verticales sombres en général distinctes ; mâle reproducteur présentant des épines cornées noires, relativement petites et nombreuses, sur le tubercule métacarpien, les trois premiers doigts, les deux côtés de la poitrine et la face interne de l'avant-bras qui est très épaissi.

Répartition connue. — Est-Népal (à partir de la crête au nord de Dharan Bazar) et Darjeeling, de 1 200 à 2 500 m environ.

Rana (**Paa**) **minica** sp. nov.

Historique. — Cette espèce figure depuis longtemps dans les collections (British Museum, Indian Museum) et a été signalée à plusieurs reprises sous les noms inappropriés de *Rana vicina* (Boulenger, 1907 ; Annandale, 1907, 1908 *a*, 1908 *b*) et de *Rana blanfordii* (Annandale, 1909, 1917 ; Boulenger, 1920).

Types. — Holotype : MNHN 1974.1484, mâle adulte (longueur museau-anus : 30 mm). Paratopotypes : MNHN 1974.1485 à 1487, et BMNH 1974.5121, trois mâles et une femelle adultes. Localité-type : Dial Bajar, au sud de Chainpur, sur la rivière Seti, Ouest-Népal,

29°26′N, 81°08′E, altitude 1 000 m. Autres paratypes : MNHN 1974.1099 à 1104, MNHN 1974.1488 à 1496, et FMNH 197 943, neuf mâles et sept femelles adultes, de l'Ouest-Népal [1] ; BMNH 1905.10.27.8, 1907.2.22.2 et 3, et 1928.1.11.7, deux mâles et deux femelles adultes, de l'Himalaya occidental.

Diagnose. — Espèce de petite taille (mâles adultes de 28,5 à 33 mm ; femelles adultes de 30,5 à 41 mm) ; courtes esquisses antérieures de replis latéro-dorsaux ; pustules arrondies et allongées sur les flancs et le dos ; petites granulosités cornées présentes sur toutes les parties supérieures du corps (tête, dos, flancs, membres) ; palmure très incurvée entre les orteils (2 1/2 à 3 phalanges de l'orteil IV étant en général bordées par une frange de palmure) ; frange palmaire externe bordant l'orteil V depuis la dilatation terminale de celui-ci jusqu'au tubercule sous-articulaire proximal, prolongée sur tout le métatarsien par une série de petites granulosités cornées alignées ; pas de pli tarsien ; extrémités des doigts légèrement dilatées, celles des orteils largement dilatées (jusqu'à deux fois ou plus de deux fois le diamètre des phalanges) ; articulation tibio-tarsale atteignant, selon les individus, la narine et jusqu'à l'extrémité du museau ou un peu au-delà ; tympan indistinct ou distinct ; dos olivâtre, avec des taches noirâtres ; mâle reproducteur présentant de petites granulosités cornées, semblables à celles des parties supérieures, sur la poitrine (parfois), et d'autres plus grosses sur le tubercule métacarpien et les deux premiers doigts.

Le diminutif familier de Mlle Dominique Payen, d'après lequel est nommée cette espèce, évoque en outre la petite taille de cette grenouille, la plus petite *Paa* connue.

Répartition connue. — Région de Simla, Gahrwal, Kumaon et extrême-Ouest-Népal, de 1 000 à 2 000 m environ.

Rana (**Paa**) **arnoldi** sp. nov.

Historique. — Les quatre exemplaires sur lesquels repose cette espèce, récoltés par R. Kaulback dans le nord de la Birmanie, ont été rapportés à *Rana feae* Boulenger par Smith (1940), malgré l'existence de différences entre eux et la description originale de Boulenger (1887). Ces différences, qui figurent dans la diagnose ci-dessous, nous paraissent amplement suffisantes pour justifier la création d'une espèce nouvelle.

Types. — Holotype BMNH 1940.6.2.90, femelle adulte (longueur museau-anus : 88 mm). Paratopotypes : BMNH 1940.6.2.89, 91 et 92, deux femelles adultes et un juvénile. Localité-type : Pangnamdim, Nam Tamai Valley, Triangle, nord de la Birmanie, 27°42′N, 97°54′E, altitude environ 910 m (3 000 ft).

Diagnose. — *Rana arnoldi* se distingue de *Rana feae* Boulenger par : l'absence totale de pli tarsien ; les pattes postérieures plus longues (l'articulation tibio-tarsale atteignant

1. Tous les exemplaires de l'Ouest-Népal ont été récoltés en avril et mai 1973 par une équipe de chercheurs de la RCP 253 du CNRS (MM. J.-F. Dobremez, C. Jest, P. Ozenda et A. Maire), lors de la mission où furent aussi découvertes les espèces *Rana ercepeae* (holotype MNHN 1974.1091, six paratypes), et *Scutiger nepalensis* (holotype 1974.1095, cinq paratypes) (voir diagnoses préliminaires *in* Dubois, 1974*a*).

la narine) ; le premier doigt plus court que le deuxième ; les tubercules sous-articulaires proximaux des doigts très développés, grossièrement rectangulaires, plus longs que ceux des orteils et au moins trois fois plus longs que les tubercules sous-articulaires distaux des doigts III et IV ; le tympan peu distinct (diamètre b'environ 1/3 du diamètre de l'œil) ; l'absence d'ocelle bordé de blanc à la hanche. Dos couvert de pustules arrondies et allongées, certaines alignées esquissant des replis latéro-dorsaux ; petites granulosités cornées présentes sur toutes les parties supérieures du corps (tête, dos, flancs, membres) ; palmure peu incurvée entre les orteils, l'extrémité be l'orteil IV étant reliée directement par la palmure aux extrémités des orteils III et V, sans être bordée par une frange de palmure ; frange palmaire externe bordant l'orteil V depuis la dilatation terminale de celui-ci jusqu'au tubercule sous-articulaire proximal ou un peu moins, prolongée sur tout le métatarsien par une série de petites granulosités cornées alignées ; extrémités des orteils légèrement dilatées (moins du double du diamètre des phalanges) ; dos brun, avec des taches plus foncées.

Cette espèce est dédiée à Mr. E. N. Arnold (British Museum, Natural History), qui nous a apporté une aide précieuse à diverses occasions, et notamment lors de ce travail.

Répartition connue. — L'espèce n'est connue actuellement que de la localité-type (nord de la Birmanie).

Rana (Paa) paraspinosa sp. nov.

Historique. — Une série d'exemplaires préservés au British Museum et au Museum of Comparative Zoology sous le nom de *Rana spinosa*, provenant de Hong-Kong (récoltes de M. A. Smith et de J. D. Romer), représente en fait une espèce distincte de *R. spinosa*, quoique voisine de celle-ci.

Types. — Holotype : BMNH 1956.1.9.79, mâle adulte (longueur museau-anus : 63,5 mm). Paratopotypes : BMNH 1956.1.9.78 et 80 à 82, BMNH 1974.2122 à 2129. et MCZ 9423 et 9424, six mâles et six femelles adultes, deux juvéniles. Localité-type : The Peak. Hong-Kong. Autre paratype : BMNH 1956.1.9.85. un juvénile. du mont Butter, Hong-Kong.

Diagnose. — Espèce voisine de *Rana spinosa* David, dont elle se distingue par sa taille nettement plus petite (mâles adultes de 40 à 66,5 mm ; femelles adultes be 53,5 à 62 mm), sa palmure nettement plus incurvée entre les orteils (1 1/2 à 2 1/2 phalanges de l'orteil IV étant seulement bordées par une frange de palmure), son tympan très distinct, lisse et large (son diamètre étant plus grand que sa distance à l'œil et que la moitié du diamètre de l'œil), et par l'absence de tout vestige d'ocelle pinéal. Replis latéro-dorsaux absents ; pustules arrondies et allongées sur les flancs et le dos ; granulosités cornées présentes sur toutes les parties supérieures du corps (tête, dos, flancs, membres) ; frange palmaire externe bordant l'orteil V depuis la dilatation terminale de celui-ci jusqu'à la base de son métatarsien ; pli tarsien présent ; extrémités des doigts légèrement dilatées, celles des orteils largement dilatées (jusqu'à près de deux fois le diamètre des phalanges) ; dos brunâtre, taché de foncé ; mâle reproducteur présentant des épines cornées noires assez grosses sur le tubercule méta-

carpien et les trois premiers doigts, et des épines cornées noires reposant sur une base charnue blanche sur l'ensemble de la poitrine, le haut du ventre et la base de la gorge.

Répartition connue. — Hong-Kong.

DISCUSSION

1. Particularités écologiques du sous-genre *Paa*

Toutes les espèces de *Paa* dont la biologie est connue, sauf une (*R. sternosignata*), habitent les torrents de la région himalayenne au sens large (grossièrement du Cachemire au Fukien), à des altitudes variées (de moins de 1 000 m à4 000 m). Les espèces que nous avons pu observer au Népal se tiennent à l'abri, le jour, sous les pierres et rochers des torrents ou des rives, en général dans l'eau, mais, de nuit, elles se tiennent souvent perchées, parfois assez haut, sur les rochers ; les extrémités dilatées de leurs doigts et orteils, l'esquisse de palmure entre les doigts, sont certainement à mettre en rapport avec ce comportement. Les appels sexuels des mâles se détachent nettement sur le fond sonore continu et puissant du torrent, soit qu'ils consistent, comme chez *R. spinosa*, en séries de notes basses trillées, ou bien en un seul appel rappelant le bruit d'un marteau sur un étroit mais long tuyau plein d'eau (Pope, 1931), soit qu'il s'agisse de séries rapides de petites notes aiguës, séparées par de longs silences, comme nous l'avons observé et enregistré au Népal chez *R. liebigii*, *R. blanfordii*, *R. polunini* et *R. rostandi* — constituant alors un chant très différent de ce qui est connu chez les *Rana* s. str. Mais c'est surtout par les caractères sexuels secondaires mâles et les caractéristiques des œufs que les *Paa* se séparent des *Rana* s. str. (type *R. temporaria* L.).

Toutes les espèces de *Paa* dont nous avons pu disséquer des femelles matures pondent des œufs de grosse taille et en nombre réduit (tabl. I), contrastant par là avec les *Rana* typiques, connues pour pondre des œufs nombreux et de petite taille. On possède peu d'informations sur les modalités de la ponte chez les *Paa*. On sait néanmoins que, chez *R. spinosa* (Pope, 1931) et *R. boulengeri* (Liu, 1950), les œufs, entourés par d'épaisses gangues élastiques et adhésives, peuvent être fixés sous les rochers des torrents, parfois en plein

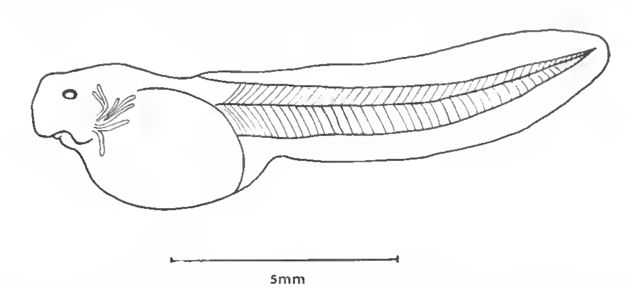


Fig. 7. — Têtard à l'éclosion de *Rana polunini* Smith, Namche Bazar, Centre-Népal (collection de l'auteur).

courant ; et d'autre part nous avons observé au Népal que *R. polunini* pouvait pondre dans des petites cavités humides situées au sein d'un réseau de fissures parcourues par des filets d'eau et aboutissant à un petit torrent dans lequel les larves, après l'éclosion, parviennent peu à peu. Les têtards à l'éclosion, au stade branchies externes, possèdent une vésicule vitelline très volumineuse (fig. 7), beaucoup plus importante que chez les *Rana* d'Europe, et ils peuvent vraisemblablement attendre, pour se nourrir, d'avoir atteint le torrent. Pour *R. boulengeri*, Liu (1950) écrit de même : « Because of the large amount of yolk a young tadpole eats nothing. » La taille relativement grosse des têtards à l'éclosion leur permet sans doute de bien résister à la force du courant.

Tableau I. — Taille, nombre et aspect des œufs chez quelques espèces de *Paa*[1].

Espèce	Longueur museau-anus ♀ (mm)	Diamètre moyen vitellus œuf mûr (mm)[2] Extrêmes (n = 5)	Moyenne	Nombre d'œufs[3]	Pigmentation[4]
Rana annandalii Boulenger	50,5	2,12-2,25	2,17	160	FC
Rana blanfordii Boulenger	41,5	2,24-2,45	2,33	86	FC
Rana ercepeae Dubois	86	3,67-3,83	3,76	188	FC
Rana liebigii Günther	85	4,91-5,07	4,99	104	FC
Rana minica sp. nov.	37,5	2,45-2,59	2,51	72	C
Rana polunini Smith	56	2,69-2,98	2,87	152	FC
Rana rostandi Dubois	64	2,44-2,57	2,49	442	FC
Rana sikimensis Jerdon	76	3,55-3,96	3,80	232	(F)C
Rana spinosa David	81	3,29-3,48	3,37	76	FC

En ce qui concerne les caractères sexuels secondaires mâles, il est vraisemblable que les espèces qui ne possèdent des épines que sur les mains, et parfois, en très petit nombre, sur les avant-bras, se reproduisent non pas en plein courant, mais au bord des torrents, sous les pierres, dans les cavités des rives ou les fissures qui y aboutissent, et où leur taille souvent petite (*R. polunini*, *R. rostandi*) leur permet de s'abriter. En revanche, les espèces

1. Données fondées sur des dissections de femelles matures, ou supposées telles (oviductes élargis, œufs de grosse taille, en général pigmentés).

2. Pour chaque œuf, la moyenne entre le plus grand et le plus petit diamètre (mensurations au micromètre oculaire).

3. Pour *Rana polunini*, les œufs des deux ovaires ont été comptés intégralement : l'ovaire gauche en portait 77, le droit 75. On peut donc admettre que les deux ovaires portent un nombre d'œufs sensiblement égal : pour toutes les autres espèces, seuls les œufs de l'ovaire gauche ont été comptés ; le nombre obtenu a été multiplié par deux.

4. FC : œufs à pôle animal foncé et pôle végétatif clair ; C : œufs entièrement clairs (couleur crème).

présentant des caractères sexuels bien plus développés (épines sur la poitrine et les avant-bras qui sont très épaissis) pourraient s'accoupler et pondre en plein torrent, notamment sous les rochers dans le courant. Il semble qu'au sein de ce dernier groupe se soit manifestée une double tendance évolutive, d'une part à l'accroissement de la taille, d'autre part à un développement de plus en plus grand des caractères sexuels secondaires mâles. Les espèces les plus grandes et dont les mâles sont les plus « épineux » (*R. liebigii*, *R. spinosa*, *R. boulengeri*, etc.) peuvent vivre et se reproduire dans des torrents bien plus larges et puissants que ceux où doivent se cantonner les petites espèces (*R. blanfordii*, *R. annandalii*).

Il serait fort intéressant de savoir comment s'effectuent l'accouplement et la ponte chez les *Paa* qui se reproduisent en plein torrent. En effet, comme l'ont noté les auteurs (Noble, 1931 : 87 ; Goin et Goin, 1962), la fécondation externe typique des Anoures est incertaine dans les courants rapides où le sperme risque d'être entraîné avant que les œufs ne soient fécondés. La grosse taille des testicules des *Paa* est sans doute liée à une production très abondante de sperme, qui pallierait en partie ce risque de dispersion. Liu (1950 : 267) note que, chez *R. boulengeri*, le choix du lieu de ponte (sous de gros rochers, près du fond) pourrait être en rapport avec un mode de ponte similaire à celui que cet auteur a décrit pour un autre Ranidé torrenticole de Chine, *Amolops chunganensis* : chez cette espèce, les pattes des deux adultes accouplés délimitent en se rejoignant un espace triangulaire « to direct the sperm and enclose the eggs after they are laid » (Liu, 1950 : 341). Il se pourrait que toutes les *Paa* se reproduisant en plein torrent aient un mode d'accouplement particulier. Il est à noter que les mâles de *R. sikimensis* et *R. delacouri*, qui semblent totalement dépourvus d'épines sur les membres antérieurs et la poitrine, ont en revanche l'anus entouré de papilles épineuses, ce qui pourrait être lié à un mode d'accouplement ou de fécondation très spécialisé (avec accolement des cloaques ?).

Il nous a paru utile de créer pour les *Paa* un sous-genre, parce que les caractères morphologiques qui séparent ces espèces des *Rana* s. str. ont une claire valeur adaptative, les espèces de *Paa* occupant des niches sensiblement différentes de celles des *Rana* s. str., sans pour cela sortir de la « sous-zone adaptative », au sens de Simpson (1944) et d'Inger (1954, 1958), du genre *Rana* s. l. ; la notion de « groupe d'espèces », en revanche, nous paraît devoir être réservée aux cas où les différences morphologiques entre groupes ne sont pas accompagnées de différences écologiques notables, comme par exemple pour les groupes d'espèces au sein du genre *Bufo* (Blair *et al.*, 1972). Le cas du sous-genre *Paa* est comparable à celui du sous-genre *Hylarana*, étudié par Inger (1954) : l'existence chez les *Hylarana* de structures adaptatives particulières ne signifie pas qu'un changement écologique décisif par rapport à *Rana* a été effectué ; alors que certaines *Hylarana* ont adopté une écologie différente de celle de *Rana*, d'autres ont conservé, ou ont peut-être retrouvé — comme Laurent (1956) pense que c'est le cas pour *R. darlingi* et *R. galamensis* — une écologie de *Rana*. Le fait qu'une telle réversibilité soit possible à peu de frais indique que les *Hylarana* ne sont pas sorties de la « sous-zone adaptative » de *Rana*. Il en est de même chez les *Paa*, dont une espèce, *R. sternosignata*, tout en ayant conservé les caractères sexuels secondaires mâles typiques du sous-genre, est retournée à un mode de vie non torrenticole : elle habite les mares et les rivières d'Afghanistan et du Pakistan, et se trouve fréquemment en compagnie de *R. cyanophlyctis* (Annandale *in* Boulenger, 1920 ; observations personnelles). D'un autre côté, on rencontre au sein du genre *Rana* s. l. d'autres espèces ou groupes d'espèces

à écologie plus ou moins torrenticole, comme par exemple certains « *Dicroglossus* » du groupe *grunniens* (ALCALA, 1962), ou les *Rana* du groupe *boylii* (ZWEIFEL, 1955) ; dans aucun de ces cas, cependant, on n'observe d'adaptations aussi poussées que le sont les caractères sexuels mâles des *Paa* (voir aussi, à ce sujet, les remarques de POPE (1931 : 499) sur les capacités comparées de *R. kuhlii* et de *R. spinosa* à se reproduire dans les torrents).

Il est frappant de constater la convergence qui existe au niveau des caractères sexuels secondaires mâles entre les *Paa* et les Pélobatidés des genres *Scutiger* et *Oreolalax* (LIU, 1950 ; INGER, 1966), et aussi certains Leptodactylidés, notamment les *Eupsophus* du groupe *nodosus* et *Telmatobius montanus*. Pour cette dernière espèce, CEI et ROIG (1965) suggèrent que ses caractères sexuels mâles très différents de ceux de tous les autres *Telmatobius* connus pourraient justifier une position subgénérique particulière.

2. Signification phylogénétique de la grosseur des œufs des *Paa*

Comme nous l'avons vu, la grande taille des œufs des *Paa* joue vraisemblablement un rôle adaptatif, le têtard à l'éclosion étant mieux armé pour survivre dans un torrent. Cela ne suffit toutefois pas pour expliquer la grosseur de ces œufs, comme le démontre le fait que d'autres espèces, appartenant à d'autres genres, pondent dans les mêmes torrents que les *Paa* des œufs bien plus nombreux et plus petits (c'est le cas par exemple, au Népal, pour les *Amolops*, *A. afghanus* et *A. formosus*). Dans ces conditions, il est permis de se poser la double question suivante : le caractère de grande taille des œufs des *Paa* a-t-il une signification phylogénétique et, si oui, est-il primitif ou spécialisé ?

Au début du siècle, BOULENGER (1918 *c*) et NOBLE (1925), tout en estimant que les œufs de taille moyenne étaient sans doute primitifs, pensaient que la taille des œufs était trop variable au sein d'un même groupe taxinomique (genre par exemple) pour permettre de clarifier les relations phylogénétiques entre les espèces. De manière comparable, pour SALTHE et DUELLMAN (1973), la taille et le nombre des œufs dépendent exclusivement de facteurs écologiques, des « zones adaptatives » occupées par les espèces. Ces auteurs parlent de « modes » ou « stratégies » de reproduction comme si ceux-ci étaient développés par un simple « choix évolutif », à partir d'un terrain vierge et totipotent. Comme l'a remarqué INGER (1973 : 300), le facteur historique ou phylogénétique est absent de leur analyse, or il est des cas où il existe une influence phylogénétique sur les modes de reproduction, et cela indépendamment du type d'habitat au sein d'une zone climatique. Lors de la même discussion, BACHMANN (*in* INGER, 1973 : 307) souligne que l'approche écologique ne suffit pas à elle seule pour expliquer les caractéristiques de taille et de nombre des œufs, et BLAIR (*in* INGER, 1973 : 306) indique que, au sein du genre *Bufo*, les œufs de la lignée des « narrow-skulled toads » sont en général plus gros que ceux des « broad-skulled toads », suggérant par là une signification phylogénétique de la taille des œufs.

Les auteurs contemporains (tels LUTZ, 1948 ; JAMESON, 1957 ; GOIN et GOIN, 1962 ; TIHEN, 1965) estiment semble-t-il pour la plupart, sans discuter ni justifier cette hypothèse, que la condition primitive des œufs chez les Anoures est représentée par les œufs de petite taille, nombreux, du type *Bufo* ou de la plupart des *Rana*, et que c'est par un phénomène d'évolution convergente que, dans de nombreux groupes distincts, des œufs de taille plus importante seraient apparus.

Cette hypothèse cependant n'est pas la seule possible, et elle est rien moins que démontrée, comme le notaient Boulenger (1910, 1917, 1918 *c*) et Noble (1931 : 76). Boulenger, qui revint avec insistance sur cette question, écrivait notamment (1910 : 50) :

« La plupart (des auteurs)... sont d'avis que les Batraciens sont dérivés de Poissons voisins des Crossoptérygiens et des Dipneustes ; comme ces poissons produisent des œufs d'un type semblable à celui des Amphiumides ou de notre Alyte, c'est-à-dire intermédiaire entre l'œuf holoblastique et le méroblastique, il semble légitime de considérer ce type intermédiaire comme le plus primitif, et les conditions réalisées par nos Crapauds d'une part (réduction de la masse vitelline) et par l'Hylodes d'autre part (suppression de la vie larvaire) comme types extrêmes et divergents.»

Et ailleurs (1918 *c* : 63) :

« Il semble inadmissible que des œufs du type de nos Crapauds ordinaires aient jamais pu se prêter aux conditions biologiques du développement hors de l'eau, tel que nous le connaissons chez l'Alyte. Il est bien plus naturel de conclure que c'est la grandeur préexistante des œufs, et la réduction en nombre qui l'accompagne toujours, qui a permis au mâle de s'en charger afin de les soustraire aux dangers auxquels sont exposés ceux, cent fois plus nombreux, des Crapauds. Dans presque tous les grands genres d'Anoures, comme parmi les *Rana*, on rencontre des espèces à œufs à grand vitellus, et je considère comme très probable que ceux-ci représentent l'état primitif, dont la tendance générale a été de s'écarter. »

Des espèces ou genres à œufs de taille moyenne ou grosse se retrouvent en effet dans toutes les familles d'Anoures, depuis celles considérées comme les plus primitives jusqu'à celles considérées comme les plus évoluées. L'existence, chez ces espèces, d'œufs fortement ou très fortement chargés en vitellus, et pondus dans l'eau, peut avec vraisemblance être tenue pour une situation primitive, intermédiaire, et constituant une « préadaptation » possible à divers modes particuliers, plus spécialisés, de ponte et de développement. Une telle structure préexistante de l'œuf pourra permettre selon les cas, et en passant par divers stades intermédiaires (durant lesquels en général la taille des œufs va en augmentant et leur nombre en diminuant), d'aboutir soit au développement direct (à terre, dans des nids d'écume, etc.), soit à l'ovoviviparité (qui peut mener elle-même à la viviparité vraie, comme c'est le cas chez le Bufonidé *Nectophrynoides occidentalis*, ce qui entraîne alors une réduction secondaire de la taille des œufs, mais sans augmentation de leur nombre qui reste très faible). D'un autre côté, la condition primitive des œufs de taille moyenne pondus à l'eau pourra donner naissance à un autre type de spécialisation, les œufs petits, nombreux, pondus dans l'eau.

3. **Hypothèses relatives à la phylogénie des Ranidés**

Que penser de toutes ces questions, et particulièrement en ce qui concerne le genre *Rana* ? Si l'on considère l'ensemble du genre *Rana* s. l., il apparaît que les œufs petits et nombreux des *Rana* des régions tempérées ne sont pas la règle absolue, comme l'a souligné Boulenger (1918 *c*) : certaines espèces pondent des œufs de taille moyenne ou grosse, et en nombre plus réduit. Cependant de telles espèces ne sont pas réparties au hasard dans les différents groupes et sous-genres reconnus par Boulenger (1918 *b*, 1920) dans le genre *Rana* s.l., et dans les genres proches, comme le montre un examen attentif des données qui existent dans la littérature à ce sujet (Héron-Royer, 1878 ; Boulenger, 1898, 1920 ; Moore, 1949 ; Liu, 1950 ; Brown, 1952 ; Inger, 1954, 1966 ; Alcala, 1962 ; Terent'ev

et Chernov, 1965 ; Wager, 1965 ; Inger et Bacon, 1968 ; etc.). Les espèces des groupes *hexadactyla, tigerina* et *temporaria* de *Rana* s. str. (sensu Boulenger, 1918 *b*), des sous-genres *Tomopterna, Pyxicephalus, Ptychadena, Hylarana*, et des genres *Ooeidozyga* et *Amolops* (sensu Inger, 1966) pondent en général des œufs nombreux et de petite taille. En revanche, les espèces à œufs moyens et gros appartiennent pour la plupart, outre les *Paa*, au groupe *grunniens* de *Rana* s. str. (sensu Boulenger, 1918 *b*), au sous-genre *Discodeles* et aux genres *Platymantis* s.l. (sensu Zweifel, 1967, comprenant les espèces de l'ancien genre *Cornufer*), *Ceratobatrachus* et *Batrachylodes*.

Parmi les espèces du dernier ensemble, quelques-unes, appartenant au sous-genre *Discodeles* et au genre *Platymantis* s.l., sont connues pour effectuer la totalité du développement au sein de l'œuf, sans passer par un stade têtard libre (Boulenger, 1886 ; Alcala, 1962) ; il est, de plus, vraisemblable que des modes de développement similaires existent dans les genres proches *Ceratobatrachus* et *Palmatorappia* (Brown, 1952 ; Goin et Goin, 1962). Si l'on applique à ces espèces le raisonnement de Boulenger au sujet de l'Alyte, il faut admettre que leurs ancêtres pondaient des œufs de taille moyenne ou grosse, et en nombre modéré. Boulenger (1918 *a*, 1918 *b*, 1920) situait ces ancêtres parmi le groupe *grunniens* de son sous-genre *Rana* s. str. Du point de vue des œufs, une telle filiation semble acceptable, les espèces de ce groupe pondant pour la plupart des œufs de taille moyenne ou grosse (Boulenger, 1920). Il s'avère même que certaines d'entre elles pondent leurs œufs à terre, où s'effectue une partie du développement, avant que le têtard rejoigne l'eau : ainsi *Rana magna visayanus* (Alcala, 1962), et les espèces ou sous-espèces proches de *Rana microdisca* (Alcala, 1962 ; Inger, 1954, 1966). Enfin, selon Taylor (1962), une autre espèce du groupe, *Rana hascheana*, pond ses œufs à terre, et le développement larvaire s'effectue entièrement à l'intérieur de l'œuf. Il existe donc au sein du groupe *grunniens* tous les intermédiaires, depuis les espèces à ponte aquatique et assez importante, comme *R. macrodon* et *R. blythii* (Inger et Bacon, 1968), jusqu'au développement direct, comme chez *Discodeles* et *Platymantis*.

C'est principalement sur la base des caractères squelettiques que Boulenger (1918 *a* ; 1918 *b* ; 1920) faisait dériver les *Discodeles, Platymantis* et *Cornufer* du groupe *grunniens* : tous ces ensembles se caractérisent en effet par un omosternum fourchu à la base, et des nasaux larges, en contact avec les frontopariétaux. D'un autre côté, il faisait dériver le sous-genre *Hylarana* du groupe *temporaria* de *Rana* s. str., et de ce sous-genre les genres *Staurois* et *Simomantis* : ces groupes présentent un omosternum simple (rarement légèrement échancré à la base), et des nasaux petits, largement séparés l'un de l'autre et des fronto-pariétaux.

Cette manière de voir allait cependant être reconsidérée à la suite du travail de Noble (1931) qui proposait de regrouper dans une sous-famille spéciale, les Cornuferinae, dix genres de Ranidés ayant en commun la présence au bout des doigts et orteils de dilatations ou même de ventouses présentant un sillon terminal ou même un disque complet. Tout en proposant cette sous-famille, Noble reconnaissait néanmoins la nature composite de celle-ci, et son origine polyphylétique. Il écrivait ainsi (p. 521) : « The Cornuferinae have arisen from *Rana* in different parts of the range », mais ajoutait aussitôt : « They represent a very uniform group. » Il distinguait parmi les Cornuferinae deux ensembles : les genres à omosternum non fourchu (*Hylarana, Micrixalus, Staurois, Simomantis*), et les genres à omosternum fourchu à la base (*Platymantis, Discodeles, Cornufer, Ceratobatrachus, Batra-*

chylodes [1], *Palmatorappia*). Noble indiquait, de manière peu claire il est vrai, que ces deux ensembles pourraient constituer deux branches évolutives, la première commençant par *Hylarana* et se poursuivant par *Micrixalus*, et la seconde débutant par *Platymantis* : « It is very likely that *Platymantis* arose directly from *Rana* and has no relationship to *Micrixalus* » (p. 522-523).

Cependant la plupart des auteurs qui ont suivi Noble et admis sa sous-famille des Cornuferinae (par exemple Laurent, 1951, 1964 ; Inger, 1954 ; Perret, 1966 ; Savage, 1973 ; etc.) ont renoncé à cette distinction en deux ensembles et considèrent que les *Hylarana* effectuent le passage entre *Rana* et les Cornuferinae. Ainsi, Laurent (1951 : 120) écrit :

« Les Cornuferinae, partant d'*Hylarana* (aucun stade évolutif plus archaïque n'est concevable ici sans sortir à la fois de la définition des Cornuferinae et de celle de *Hylarana*) se sont épanouis principalement vers... l'Indonésie et la Papouasie. »,

et Inger (1954 : 348) :

« The forked omosternum is of dubious diagnostic value as it also appears in some species of *Rana* (for example, *cancrivora*), although not in those species (*Hylarana*) that are the assumed precursors of *Cornufer* (Noble, 1931). »

Quant à Savage (1973), il reconnaît la validité des Cornuferinae, rebaptisés Platymantinae (suite, sans doute, au travail de Zweifel, 1967), mais après leur avoir apporté une modification. Il écrit (p. 356) :

« The distinction between the Raninae and Platymantinae is tenuous (Laurent, 1951) but makes some morphologic and geographic sense if the Indian and Malayan *Hylarana* are placed in the latter group. The *Hylarana* of Africa do not seem to be closely allied to those of Asia, and the two may represent parallel adaptive trends. »

Cette séparation, qui va peut-être dans le sens des conceptions zoogéographiques de l'auteur, n'est pas soutenable d'un point de vue systématique, les *Hylarana* d'Afrique étant particulièrement proches de certaines *Hylarana* d'Asie (groupe *erythraea*), au point même que Boulenger (1920) suggère que *Rana temporalis* (Günther), de Malabar et de Ceylan, pourrait être conspécifique avec *R. albolabris* Hallowell, d'Afrique ! Il est vraisemblable que le sous-genre *Hylarana* est hétérogène et en partie artificiel (Boulenger, 1920 ; Deckert, 1938), cependant la coupure majeure ne se situe pas entre les espèces d'Afrique et d'Asie, mais sans doute entre différents groupes d'espèces d'Asie.

Sur ces questions, des informations supplémentaires importantes, quoique négligées par une grande partie des auteurs, ont été apportées par le travail de Deckert (1938). Cet auteur a montré qu'une partie des *Rana* s. str. de Boulenger, appartenant aux groupes *hexadactyla*, *tigerina*, *grunniens* et *kuhlii*, se distinguaient des *Rana* type *temporaria* par les caractères de leur ceinture scapulaire : affrontement arcizone des coracoïdes (noté dès 1915 par Nicholls chez *R. tigerina*), omosternum fourchu à la base. Deckert a ressuscité le nom *Dicroglossus* Günther, 1860, pour ces espèces. Deckert n'a pu étudier de squelette de *Discodeles*, mais, chez *Platymantis solomonis* (Boulenger), il a retrouvé une ceinture sca-

1. Brown (1952) a montré que le stylet omosternal de *Batrachylodes* est non fourchu à la base, et suggère que ce genre pourrait être dérivé d'un « hylaranid stock ». Il se pourrait que ce genre, à gros œufs, ceinture scapulaire laxizone et nasaux larges, provienne de la même souche primitive que les *Paa* (voir p. 1108).

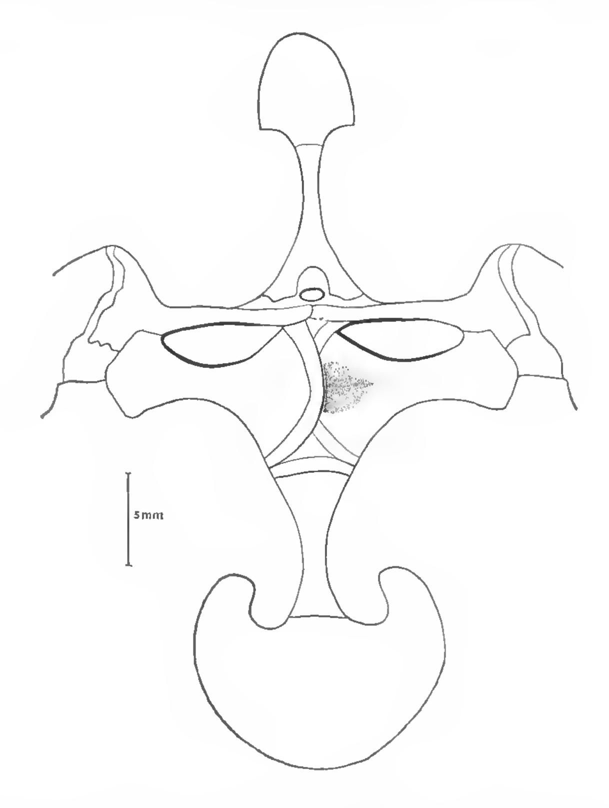


Fig. 8. — *Platymantis vitianus* (A. Duméril), MNHN 4987, femelle adulte, îles Fidji, Mélanésie : ceinture scapulaire, complexe ventral, face ventrale.

pulaire arcizone et un omosternum bifurqué à la base ; nous avons pu constater qu'il en était de même chez *Platymantis vitianus* (Duméril) (fig. 8), et il est fort possible, bien que le fait reste à vérifier, qu'il en soit de même chez tous les *Platymantis*, et peut-être dans les genres voisins. En revanche, la ceinture des *Rana* s. str. (« *Dicroglossus* » exclus), des *Hylarana*, *Staurois* et *Micrixalus* montre un affrontement laxizone des cocaroïdes ; nous avons pu vérifier qu'il en est de même chez les *Amolops* du Népal. L'omosternum est simple dans ces cinq groupes, sauf chez quelques *Hylarana* où il est bifurqué.

Les travaux de Deckert mériteraient d'être repris sur une plus large échelle et avec plus de détails. Ils suffisent néanmoins, associés à ceux de Boulenger, pour suggérer fortement la séparation de deux lignées, l'une arcizone, à omosternum fourchu, à nasaux larges et jointifs (« *Dicroglossus* », *Platymantis* et genres proches), l'autre laxizone, à omosternum simple en général, à nasaux petits et séparés (*Rana* s. str., *Hylarana* et genres proches). Cette hypothèse, qui revient aux conceptions de Boulenger, si elle était confirmée, rendrait caduque la sous-famille des Cornuferinae de Noble ; elle a l'avantage de concilier ce que nous savons actuellement des œufs et des modes de ponte, et des caractères squelettiques.

L'ensemble des « *Dicroglossus* » de Deckert est hétérogène : il comprend des espèces à œufs moyens et gros (la plupart du groupe *grunniens*) et d'autres à petits œufs nombreux (groupes *hexadactyla*, *tigerina*). Si l'hypothèse de travail, concernant les œufs, que nous avons adoptée est justifiée, les premières sont plus primitives, eu égard à ce caractère, que les secondes.

Où se situeraient les *Paa* dans un tel schéma ? Les caractères de la ceinture scapulaire (laxizonie, omosternum simple) les rapprochent nettement des *Rana* s. str. En revanche, les nasaux importants, les gros œufs peu nombreux, les replis latéro-dorsaux absents ou peu marqués les en séparent, et indiquent que les *Paa* pourraient représenter un rameau spécialisé ayant conservé des caractères primitifs et issu du rameau qui a mené aux *Rana* s. str.

Boulenger supposait que les *Rana* s. str. devaient dériver de ce qu'on appelle maintenant *Dicroglossus*. Deckert (1938) et Laurent (1951) estimaient que la ceinture arcizone est plus primitive que la ceinture laxizone et lui aurait donné naissance. Trueb (1973 : 95, 121), sans mentionner les termes d'arcizonie et de *Dicroglossus*, reconnaît l'existence, chez *Rana rugulosa*, *R. tigerina* et *R. occipitalis*, d'une « arciferal-like condition », les cartilages épicoracoïdes n'étant pas complètement soudés, et elle pense aussi que cette condition est primitive par rapport à la firmisternie typique des Ranidés. En ce qui concerne les nasaux, il est vraisemblable que les nasaux petits du type *Rana temporaria* représentent une situation dégradée par rapport aux grands nasaux du type « *Dicroglossus* » (Boulenger, 1918 *b* ; Liem, 1970). En revanche, l'omosternum bifurqué semble dérivé de l'omosternum simple (Boulenger, 1918 *b* ; Deckert, 1938 ; Liem, 1970). Tous les « *Dicroglossus* » actuellement décrits ont semble-t-il un omosternum bifide (Deckert, 1938) et ne sauraient donc être considérés, si cette dernière hypothèse est exacte, comme ancêtres directs des *Paa* et des *Rana* s. str. Il faut plutôt alors supposer l'existence d'un hypothétique ancêtre arcizone, à omosternum simple, à nasaux importants et jointifs, à vestige d'ocelle pinéal, et à œufs de taille et de nombre moyens, qui aurait pu donner naissance d'une part aux « *Dicroglossus* », de l'autre aux *Paa* et aux *Rana* s. str.

Boulenger (1920) supposait que les *Paa* (groupe *liebigii*) dérivaient d'un ancêtre proche des *Conraua* (groupe *beccarii*). Laurent (1951) estimait que les *Conraua* étaient arcizones et proches des « *Dicroglossus* ». En fait, les *Conraua* sont laxizones (Deckert, 1938 ; Thélisson, 1962 ; Lamotte et Perret, 1968), leur omosternum est simple (sauf chez *C. alleni*), mais elles diffèrent des *Paa* et des *Rana* s. str. par le très grand développement du cartilage antécoracoïde ; de plus, leur têtard, très spécialisé pour un mode de vie rhéophile, présente un grand nombre de rangées de denticules cornés sur les deux lèvres (Lamotte et Perret, 1968), qui le distinguent des têtards de *Paa* et de *Rana* s. str. Il est vraisemblable que les *Conraua* dérivent de la même souche que les *Paa* et les *Rana* s. str., mais dans une direction différente. Le grand développement du cartilage antécoracoïde se retrouve aussi, quoique atténué, chez une espèce africaine, *Rana fuscigula* (Deckert, 1938), et il a été aussi signalé chez un exemplaire de *R. corrugata*, un « *Dicroglossus* » (Deckert, 1938). Notons enfin que les *Conraua* pondent un nombre moyen d'œufs de taille relativement importante (Perret, *comm. pers.*), ce qui concorde avec la position primitive assignée à ce groupe.

4. **Priorité d'***Euphlyctis* Fitzinger, 1843, **sur** *Dicroglossus* Günther, 1860

En 1938, Deckert estima nécessaire de séparer des *Rana* s. str. de Boulenger un certain nombre d'espèces caractérisées par un affrontement arcizone des coracoïdes et un omosternum fourchu à la base, et il ressuscita pour ce nouveau « genre » le nom *Dicroglossus* Günther, 1860 (espèce-type par monotypie *Dicroglossus adolfi* Günther, 1860 = *Rana cyanophlyctis* Schneider, 1799). Dans le travail qui précède, nous avons, pour ne pas introduire de confusion inutile, utilisé ce terme en lui conservant le sens que lui donnait Deckert. Cependant, il existe plusieurs autres noms, tous dus à Fitzinger (1843), qui ont priorité sur *Dicroglossus* : *Euphlyctis* (espèce-type par désignation originale *Rana leschenaultii* Duméril et Bibron, 1841 = *Rana cyanophlyctis* Schneider, 1799), *Phrynoderma* (espèce-type par désignation originale *Rana cutipora* Duméril et Bibron, 1841 = *Rana hexadactyla* Lesson, 1834), et *Limnonectes* (espèce-type par désignation originale *Rana kuhlii* Schlegel *in* Duméril et Bibron, 1841). Parmi ces noms, le premier à apparaître est *Euphlyctis*, qui est de plus un synonyme strict de *Dicroglossus* (les deux ayant la même espèce-type *R. cyanophlyctis*), et qui doit donc le remplacer.

Seule une révision de l'ensemble des anciennes *Rana* s. str. permettra de préciser quelles espèces doivent porter le nom de sous-genre (ou de genre) *Euphlyctis*. Le « genre » *Dicroglossus* de Deckert est vraisemblablement hétérogène : outre l'existence, évoquée plus haut, dans cet ensemble, de « groupes d'espèces » (groupes *hexadactyla, tigerina, grunniens, kuhlii*) présentant entre eux de notables différences (taille et nombre des œufs, saillies odontoïdes à la mâchoire inférieure, etc.), il faut noter que certaines espèces, telles *Rana grayi* et *R. galamensis*, ont très vraisemblablement été assignées à tort à ce groupe par Deckert.

Il nous paraît raisonnable d'attendre qu'une révision de ces groupes ait été effectuée pour utiliser le nom *Euphlyctis* et éventuellement d'autres noms. En attendant, il pourrait être pratique de continuer à utiliser la formule « *Dicroglossus* sensu Deckert ».

Remerciements

Nous adressons nos plus vifs remerciements à Miss A. G. C. Grandison, Messrs E. N. Arnold, A. F. Stimson et J. C. Dring (British Museum, Natural History), à Mr. E. E. Williams et Mrs P. G. Haneline (Museum of Comparative Zoology, Harvard), ainsi qu'à M. J. Guibé et Mme R. Roux-Estève (Muséum national d'Histoire naturelle), pour toutes les facilités qu'ils nous ont accordées pour travailler dans leurs laboratoires et examiner les spécimens de leurs collections.

Les dessins sont dus à Mlle D. Payen, qui nous a aidé à plus d'un titre lors de ce travail.

Pour les conseils qu'ils nous ont apportés lors de la rédaction de ce travail, nous remercions MM. R. Barbault, P. Dubois et J.-L. Perret.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Voir Dubois (1974*b*) pour les références suivantes : Annandale, 1907, 1909, 1917 ; Boulenger, 1882, 1898, 1907, 1920 ; Bourret, 1942 ; Deckert, 1938 ; Duméril et Bibron, 1841 ; Günther, 1860 ; Inger, 1966 ; Liem, 1970 ; Liu, 1950 ; Schneider, 1799 ; Smith, 1940 ; Taylor, 1962.

Alcala, A. C., 1962. — Breeding behavior and early development of frogs of Negros, Philippine Islands. *Copeia* : 679-726.

Anderson, J., 1871. — A list of the Reptilian accession to the Indian Museum, Calcutta, from 1865 to 1870, with a description of some new species. *J. Asiat. Soc. Beng.*, **40** : 12-39.

Annandale, N., 1908*a*. — Notes on some Batrachia recently added to the collection of the Indian Museum. *Rec. Indian Mus.*, **2** : 304-305.

— 1908*b*. — Description of the tadpole of *Rana pleskii* with notes on allied forms. *Rec. Indian Mus.*, **2** : 345-346.

Bélanger, C., 1834. — Voyage aux Indes Orientales. Tome 3, Zoologie. Paris, Arthus Bertrand, xxxiv + 535 p.

Blair, W. F., éd., 1972. — Evolution in the genus *Bufo*. Austin and London, University of Texas Press, viii + 459 p.

Boulenger, G. A., 1886. — On the Reptiles and Batrachians of the Solomon Islands. *Trans. zool. Soc. Lond.*, **12** : 35-62, pl. VII-XIII.

— 1887. — An account of the Batrachians obtained in Burma by M. L. Fea, of the Genoa Civic Museum. *Ann. Mus. Genova*, sér. 2a, **5** (25) : 418-424, pl. III-V.

— 1905. — On the habitat of *Rana blanfordii*. *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 7, **16** : 640.

— 1910. — Les Batraciens, et principalement ceux d'Europe. Paris, Doin, xi + 305 p.

— 1917. — Remarks on the midwife toad (*Alytes obstetricans*), with reference to Dr. P. Kammerer's publications. *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 8, **20** : 173-184.

— 1918*a*. — Remarks on the Batrachian genera *Cornufer*, Tschudi, *Platymantis*, Günther, *Simomantis*, g. n., and *Staurois*, Cope. *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 9, **1** : 372-375.

— 1918*b*. — Aperçu des principes qui doivent régir la classification naturelle des espèces du genre *Rana*. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **43** : 111-121.

— 1918*c*. — Sur les rapports de l'ontogénie à la taxinomie chez les Batraciens Anoures. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **167** : 60-63.

Brown, W. C., 1952. — Amphibians of the Solomon Islands. *Bull. Mus. comp. Zool.*, **107** : 1-64.

Cei, J. M., et V. G. Roig, 1965. — The systematic status and biology of *Telmatobius montanus* Lataste (Amphibia, Leptodactylidae). *Copeia* : 421-425.

Dubois, A., 1974*a*. — Diagnoses de trois espèces nouvelles d'Amphibiens du Népal. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **98**, 1973 (1974) : 495-497.

— 1974*b*. — Liste commentée d'Amphibiens récoltés au Népal. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., no 213, Zool. 143 : 341-411.

Fitzinger, L., 1843. — Systema Reptilium. Fasciculus primus. Amblyglossae. Vindobonae, ix + 106 p.

Goin, O. B., et C. J. Goin, 1962. — Amphibian eggs and the montane environment. *Evolution*, **16** : 364-371.

Héron-Royer, L.-F., 1878. — De la fécondité des Batraciens Anoures (*Rana temporaria*, *Bufo vulgaris*). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **3** : 122-127.

Inger, R. F., 1954. — Systematics and zoogeography of Philippine Amphibia. *Fieldiana : Zool.*, **33** : 183-531.

— 1958. — Comments on the definition of genera. *Evolution*, **12** : 370-384.

— 1970. — A new species of Frog of the genus *Rana* from Thailand. *Fieldiana, Zool.*, **51** : 169-174.

Inger, R. F., moderator, 1973. — Part II discussion. *In* : Vial : 299-308.

Inger, R. F., et J. P. Bacon Jr., 1968. — Annual reproduction and clutch size in rain forest frogs from Sarawak. *Copeia* : 602-606.

Jameson, D. L., 1957. — Life history and phylogeny in the Salientians. *Syst. Zool.*, **6** : 75-78.

Jepsen, G. L., E. Mayr et G. G. Simpson, éd. 1949. — Genetics, Paleontology, and Evolution. Princeton, Princeton University Press, xiv + 474 p.

Lamotte, M., et J.-L. Perret, 1968. — Révision du genre *Conraua* Nieden. *Bull. Inst. fond. Afr. noire*, sér. A, **30** (4) : 1603-1644.

Laurent, R. F., 1951. — Sur la nécessité de supprimer la famille des Rhacophoridae mais de créer celle des Hyperoliidae. *Revue Zool. Bot. afr.*, **45** : 116-122.

— 1956. — Notes herpétologiques africaines. I. *Revue Zool. Bot. afr.*, **53** : 229-256.

— 1964. — Adaptive modifications in frogs of an isolated highland fauna in Central Africa. *Evolution*, **18** : 458-467.

Lesson, R.-P., 1834. — Reptiles. *In* : Bélanger : 289-336, pl. I-VII.

Liu, C. C., 1935. — *Rana boulengeri*, with a discussion of the allied species in China. *Peking nat. Hist. Bull.*, **10** : 55-60, pl. I.

Lutz, B., 1948. — Ontogenetic evolution in frogs. *Evolution*, **2** : 29-39.

Moore, J. A., 1949. — Patterns of evolution in the genus *Rana*. *In* : Jepsen, Mayr et Simpson : 315-338.

Nicholls, G. E., 1915. — Some notes upon the anatomy of *Rana tigrina*. *Proc. zool. Soc. Lond.* : 603-609.

Noble, G. K., 1925. — An outline of the relation of ontogeny to phylogeny within the Amphibia. *Am. Mus. Novit.*, **165** : 1-17 (I) ; et **166** : 1-10 (II).

— 1931. — The biology of the Amphibia. New York, Dover Publications, xviii + 577 p. (rééd. 1954).

Perret, J.-L., 1960. — Études herpétologiques africaines. II. *Bull. Soc. neuchâtel., Sci. nat.*, **83** : 93-100, pl. V-VI.

— 1966. — Les Amphibiens du Cameroun. *Zool. Jb.*, Syst., **93** : 289-464.

Pope, C. H., 1931. — Notes on Amphibians from Fukien, Hainan and other parts of China. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **61** : 397-611, 10 pl.

Salthe, S. N., et W. E. Duellman, 1973. — Quantitative constraints associated with reproductive mode in Anurans. *In* : Vial : 229-249.

Savage, J. M., 1973. — The geographic distribution of frogs : patterns and predictions. *In* : Vial : 351-445.

Simpson, G. G., 1944. — Tempo and mode in evolution. New York, Columbia University Press, xviii + 237 p. (Trad. fr. Saint-Seine, Paris, Albin Michel, 1950, 354 p.)

Terent'ev, P. V., et S. A. Chernov, 1965. — Key to Amphibians and Reptiles (of USSR). Jerusalem, Israel Program. Sci. Transl. : 1-315.

Thélisson, G., 1962. — Recherches ostéologiques sur les subdivisions taxonomiques des formes africaines de l'ancien genre *Rana*. Mémoire D.E.S., Fac. Sci. Univ. Paris, 63 p., 41 fig. h.t.

Tihen, J. A., 1965. — Evolutionary trends in frogs. *In* : Evolution and relationships of the Amphibia (symposium). *Am. Zool.*, **5** : 309-318.

Trueb, L., 1973. — Bones, frogs, and evolution. *In* : Vial : 65-132.

Vial, J. L., éd., 1973. — Evolutionary biology of the Anurans. Columbia, University of Missouri Press, xii + 470 p.

Wager, V. A., 1965. — The frogs of South Africa. Cape Town and Johannesburg, Purnell and Sons, viii + 242 p.

Zweifel, R. G., 1955. — Ecology, distribution, and systematics of Frogs of the *Rana boylei* group. *Univ. Calif. Publs Zool.*, **54** : 207-291, pl. IV-X.

— 1967. — Identity of the frog *Cornufer unicolor* and application of the generic name *Cornufer*. *Copeia* : 117-121.

Manuscrit déposé le 4 février 1975.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., no 324, sept.-oct. 1975, Zoologie 231 : 1093-1115.

Achevé d'imprimer le 31 octobre 1975.

IMPRIMERIE NATIONALE

5 564 003 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.